

**CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA RÉPARTITION
DES ALLELES D'INCOMPATIBILITÉ
CHEZ UN BASIDIOMYCETE DIPLOIDE I
ARMILLARIA OBSCURA (SECRETAN) HERINK**

par Suzanne BERTHELAY et J.J. GUILLAUMIN*

RÉSUMÉ. — L'Agaricale *Armillaria obscura*, parasite dangereux des Résineux, présente, en dépit du caractère diploïde de son mycélium secondaire, un comportement hétérothalle tétrapolaire avec alléломorphie multiple sur les deux loci d'incompatibilité. Il est donc possible d'utiliser les allèles d'incompatibilité comme des marqueurs génétiques, dans le but d'étudier l'extension des clones de ce parasite.

Ce travail a été effectué sur une aire restreinte (un bois d'épicéas de 2 hectares 1/2, ainsi que les parcelles résineuses environnantes jusqu'à une distance de 1000 mètres).

Les résultats montrent que les formules alléliques (donc les clones) ont une extension géographique limitée, la formation de nouveaux diplontes à partir des vols de basidiospores doit jouer un assez grand rôle dans l'épidémiologie de la maladie.

En revanche, l'extension géographique des allèles d'incompatibilité eux-mêmes est beaucoup plus large; le nombre des allèles possibles sur chacun des 2 loci est donc probablement assez limité.

SUMMARY. — Although its secondary mycelium is diploid and not dicaryotic, the Honey Fungus *Armillaria obscura* (Secretan) Herink reproduces according to a bifactorial heterothallic pattern, with multiple incompatibility factors on both loci. It is possible to use these factors as genetic markers to study the extension of the clones.

A preliminary study was achieved about the geographical distribution, in a restricted area, of the incompatibility alleles and allelic formulae. According to the results, the allelic formulae (representing the clones) have a restricted extension, showing that the basidiospores are probably responsible of most of the new foci of the disease. On the other hand, the extension of the factors themselves is rather large, and the total number of these factors probably is not very high.

MOTS CLÉS : Agaricales, *Armillaria*, sexualité, facteurs d'incompatibilité, clones, épidémiologie.

* Station de Pathologie Végétale I.N.R.A., 12, avenue du Brézet, 63039 Clermont-Ferrand Cedex.

INTRODUCTION

Le système régissant la reproduction sexuée chez l'«Armillaire» (*Armillaria mellea sensu lato*) est demeuré inconnu jusqu'en 1973, date à laquelle HINTIKKA a démontré le comportement hétérothallique tétrapolaire de ce champignon. Les études de KORHONEN (1978), ULLRICH & ANDERSON (1978), GUILLAUMIN & al. (1983), KILE (1983) ont montré que ce caractère hétérothallique tétrapolaire est partagé par l'ensemble des espèces nouvelles qui constituent aujourd'hui le «groupe *mellea*» qu'elles soient européennes, américaines ou australiennes.

Il semblait y avoir contradiction entre le caractère hétérothalle des Armillaires et le fait que, chez ces champignons, les mycéliums polyspermes sont constitués d'articles régulièrement uninucléés. Pour résoudre ce problème, HINTIKKA avait, dès 1973, avancé l'hypothèse du caractère diploïde des noyaux du diploïte, hypothèse qui a été depuis amplement prouvée à la fois par des observations cytologiques (KORHONEN & HINTIKKA, 1974), par l'utilisation de mutants auxotrophes (ULLRICH & ANDERSON, 1978), par les données de la cytospectrophotométrie (PEABODY & PEABODY, 1984).

Comme chez les Basidiomycètes «classiques», l'hétérothallisme tétrapolaire des Armillaires s'accompagne d'allélomorphie multiple sur les deux loci d'incompatibilité. Étant donné que plusieurs espèces d'Armillaires sont de redoutables parasites pour les végétaux ligneux, l'étude de la dissémination de ces champignons présente un intérêt certain pour les pathologistes. Or, les allèles d'incompatibilité pouvaient constituer des marqueurs génétiques naturels, permettant d'étudier les mécanismes de l'extension des clones. Il n'est donc pas étonnant que plusieurs équipes aient entrepris d'étudier, chez plusieurs espèces d'Armillaires, la répartition des allèles d'incompatibilité et la relation entre les formules alléliques et les clones : KORHONEN en Finlande, a travaillé sur l'espèce *Armillaria borealis* Marxmüller et Korhonen (1978), ANDERSON & ULLRICH aux États-Unis sur les groupes américains «III» et «IV» (1979), enfin KILE a publié récemment (1983) un important travail consacré à l'espèce australienne *Armillaria luteobubalina* Watling et Kile.

Nous avons, pour notre part, choisi comme sujet d'étude l'espèce *Armillaria obscura* (Secr.) Herink, qui est un grave parasite des résineux en Europe (LUNG-ESCARMANT, 1978; DURRIEU & al., 1981; GUILLAUMIN & BERTHELAY, 1981; RISHBETH, 1982) et également en Amérique (MORRISON, comm. pers.; SHAW, comm. pers.). Ce sont les premiers résultats de cette étude qui sont présentés ici.

MÉTHODE

Notre étude ■ pris pour point de départ un bois d'épicéas (*Picea abies* L.) situé sur la commune de Chambon-sur-Dolore (Haut-Livradois, département du Puy-de-Dôme). Il s'agit de la parcelle cadastrale n° C-1. Sa superficie est de 2

hectares 1/2, la plus grande dimension de la parcelle est de 350 m. Les arbres sont âgés de 63 ans (plantation en 1922), avant cette plantation, le terrain était déjà occupé par une forêt résineuse, constituée de pins sylvestres. L'altitude est d'environ 1000 mètres.

Certains de ces épicéas présentent, depuis une dizaine d'années, des symptômes de dépérissement visiblement provoqués par *Armillaria obscura*.

La parcelle est entièrement isolée des forêts environnantes par un ruisseau à l'est, une tourbière au sud, une route au nord-ouest. Les souches d'Armillaires présentes, ne pouvant provenir de contaminations par voie souterraine, sont donc forcément issues de foyers ayant pour origine des basidiospores.

A l'automne 1982, nous avons récolté sur la parcelle, une quinzaine de carpophores parmi les nombreuses fructifications apparues sur les souches coupées. Nous avons pu obtenir des mycéliums monospermes à partir de neuf d'entre eux, dont la répartition est représentée sur la figure 1.

A l'automne 1983, 3 nouveaux carpophores ont été récoltés sur cette même parcelle. En outre, nous avons procédé à d'autres récoltes dans les parcelles résineuses voisines :

- 2 carpophores dans la forêt mixte de pins sylvestres et sapins pectinés qui s'étend à l'ouest de la parcelle;
- 3 dans un bois clair de pins sylvestres situé au sud et à 100 m environ de la parcelle;
- 3 dans un bois de sapins pectinés situé à l'est (distance 200 m environ);
- enfin, 1 carpophore a été récolté à environ 1 km de la parcelle, en direction du nord-est (en dehors des limites de la carte de la figure 1).

L'isolement des mycéliums d'origine monobasidiosporée a été réalisé selon une méthode déjà décrite dans une autre publication (GUILLAUMIN & BERTHELAY, 1981).

La détermination des allèles d'incompatibilité a été effectuée de la façon suivante : pour chaque carpophore, on a tout d'abord croisé deux à deux huit ou dix haplontes de façon à obtenir des représentants des quatre pôles (dans certains cas, ces croisements n'ont livré que 3 pôles).

Pour chaque carpophore, on a donc pu, sauf exception, constituer un échantillon de référence constitué de 4 haplontes représentant les 4 pôles. Ces séries de 4 haplontes ont ensuite été croisées deux à deux, en prenant comme point de départ le carpophore n° 82-1, auquel a été arbitrairement attribué la formule $A_1 A_2 B_1 B_2$.

Chaque «croisement entre carpophores» consistait donc en 16 (rarement 12) croisements individuels entre haplontes, chacun de ces croisements individuels faisant, par ailleurs, l'objet de 2 répétitions.

Le résultat des confrontations a été évalué exclusivement par observation de l'aspect macroscopique des confrontations. Comme nous l'avons décrit dans une publication précédente (GUILLAUMIN & al., 1983), il est possible de distinguer 3 situations :

- compatibilité (+) (facteurs A et B différents);
- incompatibilité (-) (facteurs A communs quelle que soit, par ailleurs, la situation sur le locus B);
- «semi-compatibilité» (S) (facteurs A différents, facteurs B communs).

Si l'on croise un haplonte de formule inconnue avec les 4 pôles d'un carpophore de formule $A_iA_jB_iB_j$, on aura 4 situations possibles :

- 1) l'haplonte à déterminer est porteur de 2 des allèles présents dans le carpophore : (A_i ou j, B_i ou j) : La réponse aux 4 croisements sera : -, -, +, S.
- 2) l'haplonte à déterminer a son allèle A de type i ou j, mais l'allèle B différent (A_i ou j, B_k). Réponse : -, -, +, +.
- 3) l'haplonte à déterminer est de type (A_k, B_i ou j). Réponse : S, S, +, +.
- 4) l'haplonte à déterminer possède des allèles différents de ceux du carpophore de référence sur les deux loci (A_kB_k). Réponse : +, +, +, +.

Lorsque l'on croise selon les 16 combinaisons possibles, des haplontes représentant les 4 pôles de 2 carpophores, les 4 types de réponses élémentaires peuvent s'associer de façons diverses et l'on aboutit à 7 situations théoriquement

Différentes situations possibles	Réactions possibles pour les haplontes d'un carpophore vis-à-vis des 4 pôles de l'autre carpophore	Désignation des situations
1°) les 4 allèles sont identiques (A _i A _j B _i B _j × A _i A _j B _i B _j)	- - + S	T 1
2°) les 2 allèles A identiques 1 allèle B identique, 1 allèle B différent (A _i A _j B _i B _j × A _i A _j B _k B _j)	$\left\{ \begin{array}{l} - - + S \\ - - + + \end{array} \right.$	T 2
3°) les 2 allèles B identiques 1 allèle A identique, 1 allèle A différent (A _i A _j B _i B _j × A _k A _j B _i B _j)	$\left\{ \begin{array}{l} - - + S \\ S S + + \end{array} \right.$	T 3
4°) 1 allèle A identique, 1 allèle A différent 1 allèle B identique, 1 allèle B différent (A _i A _j B _i B _j × A _k A _j B _k B _j)	$\left\{ \begin{array}{l} - - + S \\ - - + + \\ S S + + \\ + + + + \end{array} \right.$	T 4
5°) les 2 allèles B différents 1 allèle A identique, 1 allèle A différent (A _i A _j B _i B _j × A _k A _j B _k B _l)	$\left\{ \begin{array}{l} - - + + \\ + + + + \end{array} \right.$	T 5
6°) les 2 allèles A différents 1 allèle B identique, 1 allèle B différent (A _i A _j B _i B _j × A _k A _l B _k B _j)	$\left\{ \begin{array}{l} S S + + \\ + + + + \end{array} \right.$	T 6
7°) les 4 allèles sont différents (A _i A _j B _i B _j × A _k A _l B _k B _l)	+ + + +	T 7

Tableau 1 : Croisements entre les 4 pôles de 2 carpophores appartenant à la même espèce d'*Armillaria*. Différentes situations théoriques possibles.

Table 1 : Matings between the four poles of 2 fruitbodies belonging to the same *Armillaria* species : different possible patterns in theory.

Désignation des carpophores	Croisements effectués	Type de résultats (voir tableau n° 1)	Formule allélique du carpophore
82-1	-	-	$\underline{A_1 A_2 B_1 B_2}$
82-2	82-2 x 82-1	T 1	$\underline{A_1 A_2 B_1 B_2}$
82-3	82-3 x 82-2 82-3 x 82-1 (vérification)	T 7 T 7	$\underline{A_3 A_4 B_3 B_4}$
82-4	82-4 x 82-1	T 1	$\underline{A_1 A_2 B_1 B_2}$
82-5	82-5 x 82-4 82-5 x 82-3 82-5 x 82-1 (vérification)	T 3 T 7 T 3	$\underline{A_1 A_2 B_1 B_2}$ $\underline{A_1^+ A_5 B_1 B_2}$ -
82-6	82-6 x 82-2	T 1	$\underline{A_1 A_2 B_1 B_2}$
82-7	82-7 x 82-6	T 1	$\underline{A_1 A_2 B_1 B_2}$
82-8	82-8 x 82-3 82-8 x 82-6 (vérification) 82-8 x 82-5 (vérification)	T 1 T 7 T 7	$\underline{A_3 A_4 B_3 B_4}$ - -
82-9	82-9 x 82-6 82-9 x 82-1 (vérification)	T 1 T 1	$\underline{A_1 A_2 B_1 B_2}$ -

RECOLTE 1983

83-1	83-1 x 82-1	T 1	$\underline{A_1 A_2 B_1 B_2}$
83-2	83-2 x 82-1	T 1	$\underline{A_1 A_2 B_1 B_2}$
83-3	83-3 x 82-8 83-3 x 82-1	T 7 T 1	? $\underline{A_1 A_2 B_1 B_2}$

Tableau 2 : Détermination des allèles d'incompatibilité des carpophores (parcelle n° C1).
Table 2 : Identification of incompatibility factors carried by the fruitbodies (in Plot C1).

possibles, qui sont exposées dans le tableau 1. Nous avons désigné ces 7 situations par les abréviations T 1 à T 7.

RÉSULTATS

Les tableaux 2 et 3 résument les étapes de la détermination des formules alléliques des 21 carpophores. 50 croisements entre carpophores ont été nécessaires, représentant (compte tenu des recherches de pôles préliminaires) environ 1500 croisements élémentaires entre mycéliums monospermes haploïdes.

Sur la parcelle n° C-1, nous avons mis en évidence 3 formules alléliques différentes, représentées l'une par 9 carpophores dispersés sur toute la parcelle, la seconde par 2 carpophores voisins, la 3e par 1 seule fructification. Ces 3 formules correspondent à 5 allèles A et 4 allèles B différents, la formule représentée par un carpophore unique ne différant que par 1 allèle A de la formule la plus répandue sur la parcelle (A5 au lieu de A2).

En dehors de la parcelle, les 9 carpophores supplémentaires étudiés nous ont permis de mettre en évidence 6 génotypes supplémentaires, 10 allèles A nouveaux (A6 à A15) et 6 allèles B nouveaux (B5 à B10).

CONCLUSIONS ET DISCUSSION

1) Méthodologie

Par rapport aux travaux cités plus haut, qui ont porté sur un nombre de carpophores nettement plus élevé que le nôtre, notre travail présente deux originalités méthodologiques :

a) la méthode de détermination «en deux étapes» (recherche des pôles, puis croisement entre séries de 4 haplontes représentant chacun un pôle), donne des résultats très sûrs; en effet les 16 réactions enregistrées pour chaque croisement s'ordonnent de façon logique et «s'éclairent» les unes les autres, ce qui permet d'interpréter certains croisements élémentaires dont le résultat pourrait prêter à équivoque. Parmi les cinquante croisements effectués, aucun des résultats enregistrés (13 de type T1, 29 de type T7, 2 de type T3, 4 de type T6, 2 de type T5) n'était douteux ou ambigu.

b) nous avons tenu compte systématiquement des résultats relevant du phénomène de «semi-compatibilité», lié, selon nous, à la rencontre d'allèles communs sur le locus B, les allèles du locus A étant, par ailleurs, différents. Ce phénomène se traduit par des manifestations morphologiques variables (voir GUILLAUMIN & al., 1983), mais il est surtout net sur les confrontations jeunes (10 à 15 jours après ensemencement) où il se manifeste par une échancrure constituée de mycélium ras entre les 2 thalles cotonneux que l'on confronte.

Ce phénomène a été d'abord décrit par KORHONEN (1978) et probablement utilisé par ce chercheur dans ses études de cartographie des clones. Par contre,

Désignation des carpophores	Croisements effectués	Type de résultats (voir tableau n° 1)	Formule allélique du carpophore
83-4	83-4 x 82-1	T 7	?
	83-4 x 82-3	T 6	A?A?B ₄ B?
	83-4 x 82-5	T 5	<u>A₅A₆B₄B₅</u>
83-5	83-5 x 82-1	T 7	?
	83-5 x 82-3	T 5	A ₃ A?B?B?
	83-5 x 82-5	T 7	A ₃ A?B?B?
	83-5 x 83-4	T 7	<u>A₃A₇B₆B₇</u>
83-6	83-6 x 83-5	T 1	<u>A₃A₇B₆B₇</u>
83-7	83-7 x 83-5	T 1	<u>A₃A₇B₆B₇</u>
83-8	83-8 x 82-1	T 7	?
	83-8 x 82-3	T 7	?
	83-8 x 82-5	T 7	?
	83-8 x 83-4	T 7	?
	83-8 x 83-5	T 7	<u>A₈A₉B₈B₉</u>
83-9	83-9 x 83-4	T 1	<u>A₅A₆B₄B₅</u>
83-10	83-10 x 83-4	T 7	?
	83-10 x 82-1	T 7	?
	83-10 x 82-3	T 6	A?A?B ₃ B?
	83-10 x 83-5	T 7	A?A?B ₃ B?
	83-10 x 83-8	T 7	<u>A₁₀A₁₁B₃B₁₀</u>
83-11	83-11 x 83-8	T 7	?
	83-11 x 82-1	T 7	?
	83-11 x 82-3	T 7	?
	83-11 x 83-4	T 7	?
	83-11 x 83-5	T 7	?
	83-11 x 83-10	T 7	<u>A₁₂A₁₃B₁₁B₁₂</u>
83-12	83-12 x 82-1	T 6	A?A?B ₁ B?
	83-12 x 82-3	T 7	A?A?B ₁ B?
	83-12 x 83-4	T 7	A?A?B ₁ B?
	83-12 x 83-5	T 7	A?A?B ₁ B?
	83-12 x 83-10	T 6	A?A?B ₁ B?
83-12 x 83-11	T 7	<u>A₁₄A₁₅B₁B₁₀</u>	

Tableau 3 : Détermination des allèles d'incompatibilité des carpophores (en dehors de la parcelle n° C1).

Remarque : la détermination des allèles présents dans chaque carpophore progresse pas à pas. Le symbole A? ou B? signifie que le croisement que l'on vient d'effectuer ne permet pas encore de déterminer le facteur qui est présent sur le locus considéré. Le symbole ? signifie qu'aucun des 4 facteurs n'a pu être déterminé par le croisement effectué.

l'équipe américaine (ULLRICH & ANDERSON, 1978; ANDERSON & ULLRICH, 1979) ne l'a pas mis en évidence, ce qui semble curieux puisque l'on sait que certains des «groupes» américains définis par ces auteurs sont identiques à certaines espèces européennes (ANDERSON & al., 1980). Quant à KILE, il signale, chez *Armillaria luteobubalina*, des situations intermédiaires («transitions» en anglais) entre compatibilité et incompatibilité, mais indique qu'elles ne sont pas toujours liées à la communauté allélique sur un locus déterminé (KILE, 1983).

ANDERSON & ULLRICH précisent que leurs confrontations sont examinées 4 à 6 semaines après ensemencement, et KILE indique le même délai. D'autre part, ANDERSON & ULLRICH, comme KILE, effectuent leurs confrontations en plaçant les implants à quelque distance l'un de l'autre (5 à 10 mm), alors que nous les disposons côte à côte, comme le fait aussi KORHONEN. Ces légères différences dans les délais d'observation et la technique peuvent expliquer que la semi-compatibilité ne soit apparue clairement qu'aux deux équipes européennes.

Cependant, il est exact que le phénomène n'apparaît pas dans toutes les situations où il devrait théoriquement se manifester (A différent, B commun) mais seulement dans 80 % environ de ces cas.

Il faut signaler enfin que, pour des raisons qui ont été exposées dans notre article de 1983, nous désignons par B le locus pour lequel la communauté allélique entraîne la semi-compatibilité, alors que pour KORHONEN (1978), suivi sur ce point par KILE (1983), c'est le locus A qui est en cause.

2) Extension des formules alléliques et problèmes des clones

Nous avons mis en évidence sur la parcelle C1 trois formules alléliques dont l'une paraît largement dominante. Aucune de ces trois formules n'a été retrouvée à l'extérieur de la parcelle, où nous avons rencontré 6 autres formules, l'une ($A_3 A_7 B_6 B_7$) étant commune à 3 carpophores proches, une autre ($A_5 A_6 B_4 B_5$) commune à 2 carpophores proches.

Quelle est la relation entre les formules alléliques et les clones? Théoriquement, deux carpophores présentant la même formule peuvent soit appartenir au même clone, soit provenir de croisements aléatoires entre haplontes reproduisant par hasard des formules identiques. En fait, à partir d'arguments de nature diverse, KORHONEN (1978), ANDERSON & al. (1979), KILE (1983) considèrent que, dans la grande majorité des cas, l'identité allélique doit signifier

Table 3 : Identification of incompatibility factors carried by the fruitbodies (in plots other than C1).

Note : the identification proceeds by steps : the symbol A? or B? means that the mating which has just been carried out does not allow to identify the factor present on this locus. The symbol ? means that the mating does not permit to identify any of the four factors.

l'appartenance au même clone, et KILE va jusqu'à considérer que des aires disjointes pour un même génotype correspondent probablement à la fragmentation tardive de l'aire d'un clone unique.

Nos résultats nous amènent à conclure, sur ce point, dans le même sens que les auteurs précités : en effet dans notre cas, la formule $A_1 A_2 B_1 B_2$ est à la fois répandue sur toute la surface de la parcelle C1 et absente à l'extérieur de cette parcelle; si certains carpophores présentant cette formule correspondaient à de nouveaux clones provenant, par exemple, de croisements «siblings» entre haplontes nés d'un même carpophore-père, la formule $A_1 A_2 B_1 B_2$ devrait être retrouvée aussi bien à l'extérieur qu'à l'intérieur de la parcelle, puisque les basidiospores sont transportées par le vent. Il apparaît, au contraire, que les obstacles à la propagation végétative souterraine de l'Armillaire (route, ruisseau, tourbière) ont constitué également des obstacles à l'extension de la formule $A_1 A_2 B_1 B_2$.

Nous pouvons donc considérer que la formule dominante sur la parcelle C1 correspond probablement à un clone unique. Ce clone doit être assez ancien si l'on considère que la distance entre les carpophores $A_1 A_2 B_1 B_2$ les plus éloignés est de 260 m et que la progression souterraine de l'Armillaire est de l'ordre d'1 mètre par an : l'installation du clone $A_1 A_2 B_1 B_2$ est probablement antérieure à la plantation des épicéas, en 1922.

Les 2 autres clones de la parcelle C1, correspondant aux carpophores n°2 d'une part, n°9 et 11 d'autre part, sont de faible surface, et donc sans doute d'implantation plus récente.

Il convient de signaler qu'on a décrit une autre méthode pour distinguer les clones d'Armillaire : cette méthode repose sur la confrontation entre diplontes (naturels ou synthétiques) et l'observation de la morphologie de la zone de contact entre les thalles confrontés. Elle donne généralement des résultats proches de ceux fournis par la méthode que nous avons utilisée (KORHONEN, 1978; KILE, 1983). Elle est toutefois moins précise et, bien souvent, elle ne permet pas non plus la distinction entre les diplontes issus de «siblings» (croisements entre haplontes différents provenant du même carpophore).

A l'extérieur de la parcelle C1, seuls des carpophores géographiquement très voisins ont montré des formules identiques (83-5, 83-6 et 83-7 d'une part, 83-4 et 83-9 d'autre part), ce qui renforce notre opinion selon laquelle, la plupart du temps, 1 formule allélique = 1 clone. Il est vrai que le nombre de carpophores que nous avons analysés est assez faible.

3) Extension des allèles

Les conclusions que l'on peut tirer sur l'extension des allèles sont à l'opposé de celles qui concernent les formules alléliques : à l'extérieur de la parcelle, nous avons en effet retrouvé à plusieurs reprises des allèles présents à l'intérieur (mais faisant alors partie de combinaisons alléliques différentes) : l'allèle A3 se retrouve dans les carpophores 83-5, 6 et 7 à l'extérieur de la parcelle, B3 dans le carpophore 83-10, les carpophores 83-4 et 83-9 possèdent à la fois l'allèle A5,

rencontré 1 seule fois sur la parcelle (carpophore n° 82-5) et l'allèle B₄ des carpophores 82-3 et 8. Enfin, le carpophore 83-12, situé à 1 km de distance, possède l'un des allèles du clone « dominant » de la parcelle (B₁) alors qu'aucun carpophore plus proche ne le possède; il l'associe d'ailleurs à l'allèle B₁₀ qui est présent dans le carpophore 83-10, encore plus éloigné.

Il apparaît donc que le nombre des allèles d'incompatibilité n'est pas infini, et que quand on étend, de façon centrifuge, le champ de l'investigation, on retrouve des allèles déjà rencontrés. C'est un résultat tout à fait classique chez les Holobasidiomycètes, en particulier les Agaricales (RAPER, 1966; ULLRICH, 1977) : pour *Schizophyllum commune*, qui est l'espèce tétrapolaire qui a été la plus étudiée de ce point de vue, on considère que le nombre d'allèles A existant au plan mondial doit être voisin de 300 et le nombre d'allèles B voisin de 70. Plusieurs formules basées sur le calcul des probabilités permettent de calculer le nombre d'allèles le plus probable dans une aire donnée en fonction de la dimension de l'échantillon étudié et du nombre d'allèles mis en évidence. Parmi ces formules, citons celle de WHITEHOUSE (WHITEHOUSE, 1949 in RAPER, 1966) :

$$N = \frac{n}{\log \left(\frac{N}{N-K} \right)}$$

où n est le nombre de carpophores analysés, K le nombre d'allèles trouvés et N le nombre d'allèles le plus probable dans l'aire étudiée. L'application de la formule de WHITEHOUSE à nos résultats (successivement dans la parcelle C1 et sur l'ensemble de l'aire de récolte) donne les chiffres les plus probables de :

- 5,7 allèles A et 4,2 allèles B sur la parcelle (chiffres réellement trouvés : 5 et 4);
- 29 allèles A et 12 allèles B (chiffres trouvés : 15 et 10 sur l'ensemble de l'aire).

Toutefois, ces formules s'appliquent d'autant plus mal que l'aire est plus restreinte, la répartition des allèles s'éloignant alors beaucoup d'une répartition aléatoire (ULLRICH, 1977), et il est certainement inadéquat d'appliquer la formule de WHITEHOUSE à notre parcelle C1.

Mais ce qui semble certain, c'est que les Armillaires se comportent comme les Agaricales « classiques » (Nombre limité d'allèles sur les deux loci et distribution au hasard de ces allèles sur des aires étendues), bien que dans le cas des Armillaires, le diplonte soit diploïde, ce qui signifie que les loci d'incompatibilité ne jouent sans doute pas exactement le même rôle que chez les Basidiomycètes « classiques » chez lesquels la fusion des deux éléments du dicaryon n'intervient que beaucoup plus tard, dans la baside.

Le travail présenté ici doit être considéré comme préliminaire. Nous envisageons de le prolonger dans deux directions : d'une part par un élargissement géographique de nos investigations, d'autre part (sur la parcelle C1), par une étude du génotype des isolats obtenus à partir des organes végétatifs du champignon (mycélium et rhizomorphes) : cette étude serait rendue possible par le fait que l'espèce *Armillaria obscura* fructifie assez aisément *in vitro* (GUILLAU-

MIN & al., 1983) : il convient en effet de vérifier si les génotypes mis en évidence par l'analyse des carpophores constituent un bon échantillonnage de ceux qui existent au niveau du sol et des racines.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSON J.B. and ULLRICH R.C., 1979 — Biological species of *Armillaria mellea* in North America. *Mycologia* 71 : 402-414.
- ANDERSON J.B., ULLRICH R.C., ROTH L.F. and FILIP G.M., 1979 — Genetic identification of clones of *Armillaria mellea* in coniferous forests in Washington. *Phytopathology* 69 : 1109.
- ANDERSON J.B., KORHONEN K. and ULLRICH R.C., 1980 — Relationships between European and North European biological species of *Armillaria mellea*. *Exp. Mycol.* 4 : 87-95.
- DURRIEU G., LISBONA F. et BITEAU X., 1981 — L'Armillaire en forêt d'Osséja. Premières observations. 106e Congrès national des Sociétés Savantes, Perpignan 1981, Sciences, fasc. 2 : 175-185.
- GUILLAUMIN J.J. et BERTHELAY S., 1981 — Détermination spécifique des armillaires par la méthode des groupes de compatibilité sexuelle. Spécialisation écologique des espèces françaises. *Agronomie* 1 : 897-908.
- GUILLAUMIN J.J., BERTHELAY S. et SAVIN V., 1983 — Étude de la polarité sexuelle des Armillaires du groupe *mellea*. *Cryptogamie, Mycol.* 4 : 301-319.
- HINTIKKA V., 1973 — A note on the polarity of *Armillariella mellea*. *Karstenia* 13 : 32-39.
- KILE G.A., 1983 — Identification of genotypes and the clonal development of *Armillaria luteobubalina* Watling and Kile in Eucalypt forest. *Austral. J. Bot.* 31 : 657-671.
- KORHONEN K., 1978 — Interfertility and clonal size in the *Armillariella* complex. *Karstenia* 18 : 31-42.
- KORHONEN K. and HINTIKKA V., 1974 — Cytological evidence for somatic diploidization in dicaryotic cells of *Armillaria mellea*. *Arch. Microbiol.* 95 : 187-192.
- LUNG-ESCArmANT B., 1978 — Contribution à l'étude de la biologie de l'Armillaire forme *ostoyae* et du problème taxonomique d'*Armillaria mellea* (Vahl) QuéL. Thèse 3e cycle. Université de Bordeaux I. 135 p.
- PEABODY D.C. and PEABODY R.B., 1984 — Microspectrophotometric nuclear cycle analyses of *Armillaria mellea*. *Exp. Mycol.* 8 : 161-169.
- RAPER J.R., 1966 — Genetics of sexuality in higher fungi, New York, Ronald Press Company ed., 283 p. (Chapitre 6 : «Genetics of the incompatibility factors»).
- RISHBETH J., 1982 — Species of *Armillaria* in Southern England. *Pl. Pathol.* 31 : 9-17.
- ULLRICH R.C., 1977 — Natural distribution of incompatibility factors in basidiomycetous fungi. *Mycologia* 69 : 714-719.
- ULLRICH R.C. and ANDERSON J.B., 1978 — Sex and diploidy in *Armillaria mellea*. *Exp. Mycol.* 2 : 119-129.